

VARIACION ALTITUDINAL EN LOS SINDROMES DE DISPERSION DE SEMILLAS DE LA VEGETACION ANDINA DE LA CUENCA DEL RIO MOLINA, CHILE CENTRAL (33°S)

*ALTITUDINAL VARIATION IN SEED DISPERSAL SYNDROMES OF THE ALPINE VEGETATION OF THE RIO MOLINA BASIN, CENTRAL CHILE (33°S)*

Lohengrin A. Cavieres<sup>1</sup>, Claudia Papic<sup>2</sup> y Carmen Castor<sup>2</sup>

RESUMEN

La dispersión de semillas es un proceso importante en el ciclo de vida de las plantas. Dentro de las comunidades de plantas usualmente están representados una amplia gama de mecanismos de dispersión. En Chile, los síndromes de dispersión han sido descritos para algunas comunidades boscosas, sin embargo, poco se sabe sobre los mecanismos de dispersión en la flora andina. Considerando la importancia de los factores abióticos en la estructuración de las comunidades andinas se espera que los síndromes de dispersión bióticos disminuyan con la altitud mientras que los síndromes abióticos aumenten. En este estudio se presentan las tendencias altitudinales de diversos síndromes de dispersión de semillas en la vegetación andina de Chile central, en un transecto altitudinal desde los 2.100 a 3.700 m en la cuenca del río Molina (Región Metropolitana). Se encontraron 103 especies a lo largo del transecto. La anemocoría fue el síndrome con mayor representación en todos los niveles altitudinales, sin embargo, no se encontró ninguna tendencia con la altitud. La zooocoría disminuyó significativamente con la altitud y las especies sin síndrome son el segundo tipo más representado en todos los niveles altitudinales sin presentar ninguna tendencia. La autocoría y la barocoría son los síndromes con menor representación dentro de todo el espectro analizado. La autocoría aumenta significativamente con la altitud mientras que la barocoría no presentó ninguna tendencia. Se concluye que los síndromes bióticos disminuyeron con la altitud mientras que los síndromes abióticos aumentaron.

**PALABRAS CLAVES:** Síndromes de dispersión, gradiente altitudinal, Andes, Chile.

ABSTRACT

Seed dispersal is an important process in the life-cycle of plants. Plant communities usually include a wide range of seed dispersal mechanisms. In Chile, seed dispersal syndromes have been described for some forest communities, but little is known about seed dispersal mechanisms in the Andean flora. Considering the importance of abiotic factors on the determination of alpine communities, a trend for increasing abiotic seed dispersal syndromes with elevation is expected. In this study we show the altitudinal tendencies of diverse seed dispersal syndromes in the Andean vegetation of central Chile, from 2100 to 3700 m elevation in the rio Molina basin (Metropolitan Region). 103 species were found on the transect. Anemocory was the most abundant seed dispersal syndrome and showed no tendency in relation to elevation. Zooocory significantly decreased with elevation and species without seed dispersal syndrome were the second most common syndrome at all elevations, without showing any relationship with elevation. Autocory and barocory were the seed dispersal syndromes with minor representation. Autocory showed a significant tendency to increase with elevation, while barocory showed no relation with elevation. Biotic seed dispersal syndromes decreased with elevation, while abiotic ones increased.

**KEYWORDS:** Seed dispersal syndromes, altitudinal gradient, Andes, Chile.

INTRODUCCION

La dispersión de semillas es un proceso fundamental en el ciclo de vida de las plantas (Howe & Westley, 1997). Por un lado la dispersión de semillas es una de las vías por las cuales se realiza el intercambio genético dentro y entre poblaciones (Hamrick &

<sup>1</sup> Departamento de Botánica, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, Casilla 160-C, Concepción, Chile. e-mail: lcaviere@udec.cl.

<sup>2</sup> Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile.

Loveless, 1986). Por otro lado, la dispersión de semillas permite la exploración espacial de la heterogeneidad del ambiente permitiendo la llegada de nuevos propágulos de una especie a nuevos habitats (Estrada & Fleming, 1986). La llegada de propágulos a sitios adecuados para la sobrevivencia de las plántulas facilita el mantenimiento de una población y permite la colonización de nuevas áreas (Howe & Smallwood, 1982). La dispersión de semillas representa entonces un prerrequisito para la sobrevivencia de las especies (Fenner, 1985).

Dentro de las comunidades de plantas usualmente están representados una amplia gama de mecanismos de dispersión. Sin embargo, la proporción de especies que usa un determinado tipo de mecanismo de dispersión cambia de una comunidad a otra, y muchas veces es posible reconocer ciertas tendencias al interior de las comunidades, lo que está íntimamente ligado a la historia evolutiva y ecológica de las especies que componen una determinada comunidad (Herrera, 1986). Por ejemplo, Willson *et al.* (1990) encontraron que en zonas con tipos de vegetación similar, pero ubicadas en distintos continentes, tienen una representación desigual de los diferentes síndromes de dispersión de semillas. La mayoría de las especies en los bosques de coníferas de Nueva Zelanda presentan síndrome de dispersión por vertebrados, mientras que en los bosques de coníferas de Norteamérica el síndrome más común es la dispersión por viento (Willson *et al.*, 1990).

En Chile, los síndromes de dispersión han sido descritos para comunidades boscosas como el bosque templado de Chiloé (Villagrán *et al.*, 1986; Armesto & Rozzi, 1989) y el matorral mediterráneo de Chile central (Hoffman *et al.*, 1989; Hoffmann & Armesto, 1995). Sin embargo, poco se sabe sobre los mecanismos de dispersión en la flora andina.

Las zonas de alta montaña se caracterizan por la rigurosidad de las condiciones climáticas. Las bajas temperaturas, los fuertes vientos, los altos niveles de radiación y la corta duración del período favorable para el crecimiento de las plantas son las principales características de estos ambientes (Billings, 1972, 1974; Bliss, 1971, 1985). Muchas de estas características climáticas cambian con la altitud, determinando variaciones como disminución de la riqueza de especies (MacArthur, 1972), cambios en las formas de vida (Squeo *et al.*, 1993), cambios en los mecanismos de polinización y sistemas reproductivos (Arroyo *et al.*, 1983; Arroyo & Squeo, 1990), etc. Por ejemplo, las temperaturas disminuyen y la velocidad del viento au-

menta con la altitud, determinando que a mayores altitudes las plantas tiendan a crecer más cerca del suelo, evadiendo los efectos del fuerte viento y las bajas temperaturas del aire (Cavieres *et al.*, 1998). El espectro de especies y formas de vida que son capaces de tolerar tales condiciones de viento y temperatura es muy limitado (Squeo *et al.*, 1991, 1996) de modo que la riqueza de especies y la diversidad de formas de vida disminuye con la altura (Billings & Mooney, 1968; Billings, 1974; Squeo *et al.*, 1993). La disminución de riqueza y abundancia de organismos que habitan hacia mayores altitudes también se manifiesta en los animales (Billings & Mooney, 1968; Bliss, 1971). Considerando, entonces, la disminución de eventuales agentes dispersores y el aumento en la importancia de los factores abióticos, en particular de la velocidad del viento, en la determinación de la estructura de la biota hacia mayores alturas se podría esperar que el valor de importancia de la dispersión por viento aumente con la altitud, mientras que la dispersión biótica disminuya con la altitud. El objetivo de este trabajo es discutir tendencias altitudinales en la incidencia de los diversos síndromes de dispersión de semillas en la vegetación andina de la cuenca del río Molina, Chile central.

## MATERIALES Y METODOS

El presente trabajo se realizó en un transecto altitudinal en la cuenca del río Molina, en las inmediaciones del centro invernal de Ski Valle Nevado, Chile central (33°20' S, 70°16' W). Chile central posee un clima tipo mediterráneo (di Castri & Hajek, 1976) caracterizado por una marcada estacionalidad tanto en las temperaturas como en las precipitaciones, además de una alta variabilidad interanual en estas últimas (Aceituno, 1990). Dentro de esta zona de clima tipo mediterráneo hacia las altas cumbres de los Andes se desarrolla un clima de alta montaña (Santibáñez & Uribe, 1990). A 2.600 m la temperatura media anual es alrededor de 6,5°C, con temperaturas medias mensuales que varían entre una máxima promedio de 10,0°C y una media mínima de -1,0°C (Cavieres & Arroyo, 1999). A 3.150 m la temperatura media anual es de alrededor de 3°C, con temperaturas medias mensuales que varían entre una máxima promedio de 7,0°C y una media mínima de -2,5°C (Cavieres & Arroyo, 1999). En relación a las precipitaciones, éstas ocurren principalmente en forma de nieve durante el invierno, con estimaciones de precipitacio-

nes totales que fluctúan entre los 715 mm al año para las zonas de baja cordillera, hasta 913 mm anuales en las zonas más altas de la cordillera (Santibáñez & Uribe, 1990). Aunque las precipitaciones se concentran principalmente en los meses de invierno, en las zonas de mayor altitud suelen ocurrir tormentas de verano, con granizo y rayos (Rozzi *et al.*, 1989).

A partir de los 2.100 m, que corresponde al límite inferior de la vegetación andina (Arroyo *et al.*, 1981), cada 100 m de altitud se realizaron 18 transectos de intercepción de punto de 50 m de largo cada uno. Los transectos se realizaron en laderas de exposición S-SW, ubicándose en forma perpendicular a la pendiente y separados uno de otro en forma aleatoria. El muestreo de vegetación se realizó hasta los 3.700 m que corresponde al límite superior de vegetación (Arroyo *et al.*, 1981). En cada transecto se registraron las especies presentes cada 50 cm. Si bien con el método de los transectos no se colectan todas las especies presentes a una determinada altitud, éstos sólo dejan fuera las especies raras y/o con una distribución muy local dentro de una ladera, lo cual no influiría mayormente en la determinación de los síndromes de dispersión más comunes.

Para determinar el síndrome de dispersión de cada una de las especies encontradas en cada uno de los niveles altitudinales, se realizó una búsqueda bibliográfica de las monografías disponibles, con lo cual se caracterizaron morfológicamente frutos y semillas. De acuerdo a ello cada especie fue clasificada en una de las categorías propuestas por Van der Pijl (1982) y que se detallan a continuación:

**Autocoría:** Dispersión por la misma planta, gracias a la expulsión activa de las semillas.

**Anemocoría:** Dispersión por viento, donde los propágulos presentan adaptaciones morfológicas específicas (sacos de aire, plumas, alas, etc.).

**Barocoría:** Dispersión por gravedad. Aquí se incluyen aquellos propágulos en donde la literatura describe que son dispersados por la fuerza de gravedad, como el caso de los frutos de gran tamaño y peso.

**Zoocoría:** Dispersión a través de animales por *epizoocoría* mediante adhesión al cuerpo del animal gracias a estructuras especiales en los propágulos (por ej. ganchos) o por *endozoocoría* mediante dispersión interna por el consumo del propágulo por parte del animal (principalmente vertebrados).

**Sin síndrome:** La semilla no presenta especialización morfológica asociada particularmente con la dispersión. Dentro de esta última categoría se incluyen todas aquellas especies que no presentan algún rasgo morfológico como para ser clasificadas dentro de alguna de las primeras categorías, aún sabiendo que, por ejemplo, las semillas pequeñas puedan ser dispersadas por viento. Sin embargo, características como el tamaño de la semilla se asocian principalmente con otros aspectos de la historia de vida, que no necesariamente pueden ser vistos específicamente como una adaptación a la dispersión (Willson *et al.*, 1990).

Para determinar la existencia de tendencias altitudinales se realizaron análisis de regresión lineal para cada síndrome por separado, considerando sólo las altitudes en las cuales el síndrome analizado estaba presente. Los análisis se realizaron con el software estadístico SYSTAT 6.0.

## RESULTADOS

Se registraron un total de 103 especies entre los 2.100 y 3.700 m de altitud, agrupadas en 68 géneros correspondientes a 35 familias (Apéndice). Las familias más representadas son Asteraceae (22 especies), Fabaceae (10 especies), Poaceae (10 especies) y Apiaceae (6 especies).

La autocoría y la barocoría fueron los síndromes con menor representación dentro de todo el espectro analizado (Fig. 1). La autocoría fluctuó entre 0% a varias altitudes (e.g., 2.100, 2.200, 3.600), a un máximo de 22,2% a 2.500 m, presentando una tendencia altamente significativa (Tabla I) a aumentar con la altitud (Fig. 1). La barocoría no registró ninguna tendencia significativa con la altitud (Tabla I), presentándose un máximo de 8,7% a 2.700 m para luego disminuir a 0% a partir de los 3.100 m (Fig. 1). La anemocoría fue el síndrome con mayor representación en todos los niveles altitudinales (Fig. 1), fluctuando entre un 33% a 3.500 m a un mínimo de 0% a partir de los 3.700 m. Sin embargo, no se encontró ninguna tendencia significativa con la altitud (Tabla I). Por su parte, la zoocoría disminuyó significativamente con la altitud (Tabla I), con valores que fluctuaron entre un máximo de 17,6% a 2.100 m a un mínimo de 0% a partir de los 3.400 m de altitud. Las especies sin síndrome fueron el segundo tipo más representado en todos los niveles altitudinales (Fig. 1), fluctuando un 0% a 3.600 m a un 44% a 3.400 m. No se observó ninguna tendencia significativa con la altitud (Tabla I).

TABLE I. Relación a través de regresión lineal de los síndromes de dispersión de semillas con la altitud. (\*) Indica diferencia significativa ( $p < 0.05$ ).  $n = N^{\circ}$  altitudes en que el síndrome está presente.

TABLE I. Linear regressions of seed dispersal syndromes with elevation. (\*) Indicate significant differences ( $p < 0.05$ ).  $n = N^{\circ}$  elevations in which the syndrome is present.

Síndrome	n	r	p
Autocoría	11	0,778	0,005 *
Barocoría	10	0,023	0,949
Anemocoría	16	0,391	0,134
Zoocoría	11	0,869	0,001 *
Sin síndrome	16	0,501	0,050

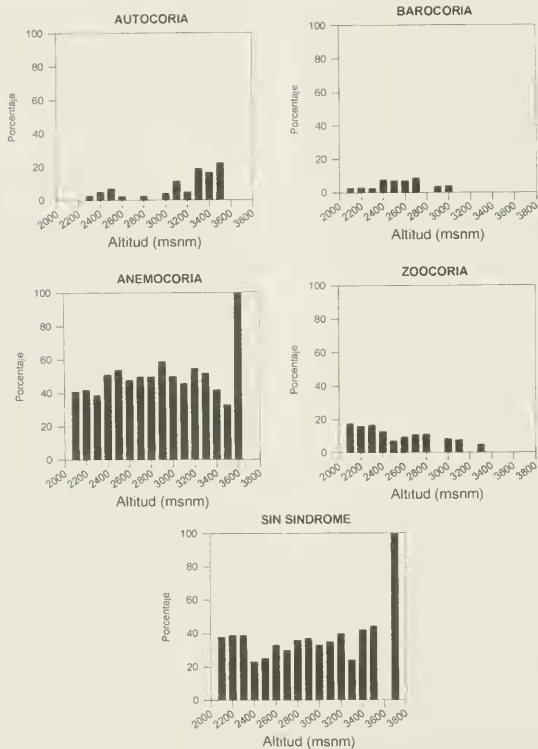


FIGURA 1. Variación altitudinal de diferentes síndromes de dispersión de semillas en la vegetación andina de la cuenca del río Molina, Andes de Chile central (33° S).

FIGURE 1. Altitudinal variation of seed dispersal syndromes in the alpine vegetation of rio Molina basin, central Chile (33° S).

## DISCUSION

Los resultados demuestran un aumento significativo en síndromes abióticos de dispersión de semillas a medida que se avanza en altura, mientras que la disminución de los mecanismos bióticos concuerda con lo esperado si consideramos que la rigurosidad climática hacia mayores altitudes determina una menor diversidad de vertebrados que pudieran actuar como agentes de dispersión (Frantzen & Bouman, 1989).

El aumento de la autocoría con la altitud puede deberse en parte a los valores de importancia que presenta este síndrome entre los 3.200 a 3.500 m gracias a la presencia en estas altitudes de especies del género *Oxalis* y *Viola*, conocidos por su capacidad autocora (Ridley, 1930). Un resultado similar fue documentado por Willson *et al.* (1990), quienes estudiando los síndromes de dispersión en una serie de comunidades templadas encontraron que en praderas de altura la dispersión balística (autocoría) aumentaba con la altitud. El aumento significativo de este síndrome con la altitud sugiere una mayor independencia de las plantas de mayores alturas a cualquier tipo de agentes de dispersión. A pesar que la barocoría presenta bajos valores en los niveles altitudinales inferiores, existe una tendencia significativa a la disminución con la altura. Esto se debe a que las especies catalogadas con este síndrome (e.g. *Anarthrophyllum cumingii*, ver Apéndice) sólo se distribuyen en altitudes inferiores a los 3.000 m. Sin embargo, la importancia de este síndrome en mayores altitudes podría estar subestimada si consideramos los ejemplos de *Laretia acaulis* y *Anarthrophyllum gayanum*, para los cuales se ha observado que sus semillas se encuentran sobre el mismo cojín, las cuales podrían caer hacia los bordes del cojín llevadas principalmente por agentes gravitatorios.

Al considerar que en altitudes superiores a los 3.000 m los vientos son muy fuertes (Bliss, 1985), se esperaba un aumento significativo de la anemocoría con la altitud. Aunque a 3.700 m el 100% de las especies se asocia a anemocoría, este porcentaje corresponde a la presencia de una sola especie, *Bronnus setifolius*. Sin embargo, a pesar de ser el síndrome más importante no se encuentra una relación significativa con la altura, sugiriendo que tal vez éste no resulte ser la mejor estrategia para la dispersión de las semillas en ambientes alpinos. En efecto, si consideramos los fuertes vientos en las zonas de alta montaña es posible que las semillas sean transportadas a sitios no aptos para una germinación y establecimien-

to exitosos. Es posible entonces que síndromes como autocoría, que muestran máximos entre los 3.400 y los 3.500 m justo donde la anemocoría disminuye (o barocoría, que podría estar subestimado en este análisis), se presenten como una mejor alternativa para la dispersión de semillas.

Frantzen & Bouman (1989) en un estudio similar de variación altitudinal de los síndromes de dispersión incluyen dentro de la categoría de anemocoría una sub categoría denominada "wind-dispersed without adaptations" (wwa), que corresponde a semillas cuyo vector de dispersión efectivamente es el viento, pero que no presenta adaptaciones particulares para ello. Dentro de los géneros comunes en esta categoría podríamos nombrar a *Azorella*, *Cerastium*, *Juncus* y *Sisyrinchium*, los cuales hemos preferido mantener dentro de la categoría "sin síndrome" ya que en este estudio no estamos evaluando el vector efectivo de dispersión y tampoco se tienen datos sobre el vector de dispersión en cada uno de los casos mencionados.

La categoría "sin síndrome" resultó ser, sorprendentemente, la segunda más relevante. Esto sugiere que una parte importante de los propágulos de las especies de zonas alpinas no presentan adaptaciones morfológicas obvias que permitan asociar un síndrome característico de dispersión. Willson *et al.* (1990) también encontró que en praderas alpinas, la mayoría de las especies no presentan adaptaciones obvias a algún agente de dispersión. En forma similar, Savile (1972) comenta que en las tundras árticas la mayoría de los propágulos de las especies carecen de un síndrome de dispersión obvio. Esto sugiere que la dispersión a larga distancia no sería una estrategia ventajosa en este tipo de ambientes. Marchand & Roach (1980) han documentado que la dispersión de semillas en especies alpinas es muy limitada, con distancias de dispersión menores de 1 m. Los ambientes alpinos son hábitat espacialmente muy heterogéneos (Billings, 1974) y los sitios para efectuar un reclutamiento seguro están asociados a perturbaciones de pequeña escala (Chambers *et al.*, 1990; Chambers, 1993) o a la presencia de individuos adultos que ejercen un efecto nodriza (Billings, 1974; Cavieres *et al.*, 1998). En ambos casos la dispersión a larga distancia sería menos efectiva. Las perturbaciones de pequeña escala son temporal y espacialmente muy impredecibles (Fox, 1981; McGraw & Vavrek, 1989), de modo que una dispersión a larga distancia no asegura la llegada a un sitio adecuado para el reclutamiento. A su vez, la dispersión a larga dis-

tancia alejaría las semillas de un eventual efecto nodriza ejercido por la planta madre. Una alternativa sería la dispersión temporal de las semillas, a través de mecanismos de latencia que permitan esperar la ocurrencia de perturbaciones de pequeña escala que favorecen el reclutamiento (Onipchenko *et al.*, 1998; Cavieres, 1999) o bien distribuir temporalmente la germinación disminuyendo las probabilidades de competencia entre hermanos (Ellner, 1985a, 1985b; 1987a, 1987b).

La evolución de la flora andina ha estado íntimamente ligada a los complejos eventos geológicos y climáticos, tales como el levantamiento andino y los períodos glaciales, que en los Andes del centro y sur de Chile han ocurrido repetidamente durante el cuaternario (Clapperton, 1994). En el último máximo glacial (18.000 años A.P.), la línea de nieves habría descendido 800-1.000 m aproximadamente (Clapperton, 1994), con lo que se podría suponer que con un avance de los hielos hasta aproximadamente los 3.000-2.800 m durante el último máximo glacial, los pisos altitudinales de vegetación hayan descendido a altitudes inferiores. En estas condiciones, las bajas altitudes podrían ser la fuente de especies para la recolonización postglacial de la vegetación. Esta recolonización debiera estar asociada a ciertos mecanismos de dispersión de semillas que le permitiera a las plantas realizar este avance. Con ello podría esperarse que en aquellos niveles altitudinales en que el proceso de recolonización es más reciente (mayores alturas) el valor de importancia de la dispersión biótica de semillas sea mínimo, ya que por razones climáticas, escasez de alimento y refugio, los agentes de dispersión biótica, principalmente los vertebrados, disminuirían a la altura. Los patrones descritos en este estudio sugieren que la llegada de propágulos a los pisos vegetacionales de mayor altitud habría sido a través de vectores abióticos, lo que habría permitido la recolonización de estos pisos a partir de elementos refugiados a menor altitud.

#### AGRADECIMIENTOS

Investigación financiada por FONDECYT N° 2950072 (L.C.). La redacción de este trabajo ha sido apoyada por la Cátedra Presidencial en Ciencias de Mary Kalin Arroyo.

#### BIBLIOGRAFIA

- ACEITUNO, P. 1990. Anomalías climáticas en la región sudamericana durante los extremos de la oscilación austral. *Rev. Geograf.* 32:65-78.
- ARMESTO, J.J. & R. ROZZI. 1989. Seed dispersal syndromes in the rain forest of Chile: evidence for the importance of biotic dispersal in a temperate rain forest. *J. Biog.* 16:219-226.
- ARROYO, M.T.K. & F. SQUEO. 1990. Relationship between plant breeding systems and pollination. En S. Kawano (ed.) *Biological Approaches and Evolutionary Trends in Plants*. Academic Press, London, pp. 205-227.
- ARROYO, M.T.K., J.J. ARMESTO & C. VILLAGRÁN. 1981. Plant phenological patterns in the high Andean cordillera of central Chile. *J. Ecol.* 69:205-223.
- ARROYO, M.T.K., J.J. ARMESTO & R. PRIMACK. 1983. Tendencias altitudinales y altitudinales en los mecanismos de polinización en la zona andina de los Andes templados de Sudamérica. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 56: 159-180.
- BILLINGS, W.D. 1972. Arctic and alpine vegetation: plant adaptation to cold summer climates. En J.D. Ives & R.D. Barry (eds.), *Arctic and Alpine Environments*. Methuen, London, pp. 403-443.
- BILLINGS, W.D. 1974. Adaptations and origins of alpine plants. *Arct. Alp. Res.* 6:129-142.
- BILLINGS, W.D. & H.A. MOONEY. 1968. The ecology of arctic and alpine plants. *Biol. Rev.* 43:481-529.
- BLISS, L.C. 1971. Arctic and alpine plant life cycle. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 2: 405-438.
- BLISS, L.C. 1985. Alpine. En W.D. Billings & H.A. Mooney (eds.), *Physiological Ecology of North American Plant Terrestrial Communities*. Chapman & Hall, New York, pp. 41-65.
- CAVIERES, L.A., A. PEÑALOZA, C. PAFIC & M. TAMBUTTI. 1998. Efecto nodriza del cojín *Laretia acaulis* (Cav.) Gill. et Hook. (Umbelliferae) en la zona alto-andina de Chile central. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 71: 337-347.
- CAVIERES, L.A. & M.T.K. ARROYO. 1999. Lapse-rate in the Rio Molina valley, province of Santiago, central Chile (33°S). *Rev. Geo. T. Aust.* (en prensa).
- CAVIERES, L.A. 1999. Bancos de semillas persistentes: modelos de germinación retardada y su aplicación en ambientes alpinos. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 72: 1-20.
- CHAMBERS, J.C. 1993. Seed and vegetation dynamics in an alpine herb field: effects of disturbance type. *Can. J. Bot.* 71: 471-485.
- CHAMBERS, J.C., J.A. MACMAHON & R.W. BROWN. 1990. Alpine seedling establishment: the influence of disturbance type. *Ecol.* 71: 1323-1341.
- CLAPPERTON, CH. 1994. The quaternary glaciation of Chile: a review. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 67:369-383.
- DI CASTRI, F. & E. HAJEK. 1976. *Bioclimatología de Chile*. Ediciones de la Pontificia Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile, 122 pp.
- ELLNER, S. (1985a). ESS germination strategies in randomly varying environments. I. Logistic type models.

- Theor. Pop. Biol. 28: 50-79.
- ELLNER, S. (1985b). ESS germination strategies in randomly varying environments. II. Reciprocal yield law models. *Theor. Pop. Biol.* 28: 80-116.
- ELLNER, S. (1987a). Competition and dormancy: a reanalysis and review. *Am. Nat.* 130: 798-803.
- ELLNER, S. (1987b). Alternate plant life-history strategies and coexistence in randomly varying environments. *Vege.* 69:199-208.
- ESTRADA, A. & T. FLEMING (eds.). 1986. *Frugivores and Seed Dispersal*, Dr. W. Junk Pub, Dordrecht, 392 pp.
- FENNER, M. 1985. *Seed Ecology*. Chapman & Hall, London. 151 pp.
- FRANTZEN, N.M. & F. BOUMAN. 1989. Dispersal and growth form patterns of some zonal paramo vegetation types. *Acta Bot. Neerl.* 38:449-465.
- FOX, J.F. 1981. Intermediate levels of soil disturbance maximize alpine plant diversity. *Nature* 293:564-565.
- HAMRICK, J.L. & M.D. LOVELESS. 1986. The influence of seed dispersal mechanisms on the genetic structure of plant populations. En A. Estrada & T. Fleming (eds.), *Frugivores and Seed Dispersal*, Dr. W. Junk Pub, Dordrecht, pp. 211-224.
- HERRERA, C. 1986. Vertebrate-dispersed plants: why they don't behave the way they should. En A. Estrada & T. Fleming (eds.), *Frugivores and Seed Dispersal*, Dr. W. Junk Pub, Dordrecht, pp. 5-20.
- HOFFMANN, A.J., S. TELLER & E.R. FUENTES. 1989. Fruit and seed characteristics of woody species in mediterranean-type regions of Chile and California. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 62:43-60.
- HOFFMANN, A.J. & J.J. ARMESTO. 1995. Modes of seed dispersal in the mediterranean regions in Chile, California and Australia. En: Arroyo, M.T.K., P. Zedler & M. Fox (eds.), *Ecology and Biogeography of Mediterranean Ecosystems in Chile, California, and Australia*, Springer-Verlag, New York, pp. 289-310.
- HOWE, H. & J. SMALLWOOD. 1982. Ecology of seed dispersal. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 13:201-228.
- HOWE, H. & L. WESTLEY. 1997. Ecology of pollination and seed dispersal. En: Crawley, M.J. (ed.), *Plant Ecology*. Blackwell Science, London, pp. 262-283.
- MARCHAND, P.J. & D.A. ROACH. 1980. Reproductive strategies of pioneering alpine species: seed production, dispersal and germination. *Arct & Alp. Res.* 12:137-146.
- MACARTHUR, R. 1972. *Geographical Ecology. Patterns in the Distribution of Species*. Harper & Row, New York.
- MCGRAW, J.B. & M.C. VAVREK. 1989. The role of buried viable seeds in arctic and alpine plant communities. En M. Allesio Leck, V.T. Parker & R.L. Simpson (eds.), *Ecology of Soils Seed Banks*, Academic Press, San Diego, pp. 91-105.
- ONIPCHENKO, V.G., SEMENOVA, G. & VAN DER MAAREL, E. (1998). Population strategies in severe environments: alpine plants in the northwestern Caucasus. *J. Veg. Sci.* 9:27-40.
- RIDLEY, H. 1930. *The Dispersal of Plants Throughout the World*. L. Reeve & Co., Ltd. Kent, 744 pp.
- ROZZI, R., J.D. MOLINA & P. MIRANDA. 1989. Microclima y períodos de floración en laderas de exposición ecuatorial y polar en los Andes de Chile central. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 62:75-84.
- SANTIBÁÑEZ, F. & URIBE. 1990. *Atlas Agroclimático de la V Región y Región Metropolitana*. Facultad de Agronomía, Universidad de Chile.
- SAVILLE, D. 1972. Arctic adaptation in plants. *Monogr. Can. Dep. Agri. Res.* Nº 6.
- SQUEO, F., F. RADA, A. AZÓCAR & G. GOLDSTEIN. 1991. Freezing tolerance and avoidance in high tropical Andean plants: is it equally represented in species with different plant height? *Oecol.* 86: 378-382.
- SQUEO, F., H. VEIT, G. ARANCIO, J.R. GUTIERREZ, M.T.K. ARROYO & N. OLIVARES. 1993. Spatial heterogeneity og high mountain vegetation in the Andean desert zone of Chile. *Mt. Res. Devel.* 13: 1-10.
- SQUEO, F., F. RADA, C. GARCÍA, M. PONCE, A. ROJAS & A. AZÓCAR. 1996. Cold resistance mechanism in high desert Andean plants. *Oecol.* 105: 552-555.
- VAN DER PUIJ, L. 1982. *Principles of Dispersal in Higher Plants*. Springer-Verlag, Berlin, 214 pp.
- VILLAGRÁN, C., J.J. ARMESTO & R. LEIVA. 1986. Recolonización postglacial de Chiloé insular: evidencias basadas en la distribución geográfica y los modos de dispersión de la flora. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 59: 19-39.
- WILLSON, M., B.L. RICE & M. WESTOBY. 1990. Seed dispersal spectra. A comparison of temperate plant communities. *J. Veg. Sci.* 1:547-562.

APENDICE: Listado de especies y su síndrome de dispersión de semillas asociado en plantas encontradas en un transecto altitudinal entre los 2.100 a 3.700 m en la cuenca del río Molina, Chile central (33° S). A: Autocoría; B: Barocoría; W: Anemocoría; Z: Zoocoría; SS: Sin síndrome.

FAMILIA	ESPECIE	SINDROME
Amaryllidaceae	<i>Alstroemeria pallida</i> Graham	A
	<i>Rhodophiala phycelloides</i> (Herb.) Hunz.	B
Apiaceae	<i>Azorella madreporica</i> Clos	SS
	<i>Azorella monantha</i> Clos	SS
	<i>Bowlesia tropaeolifolia</i> Gill. et Hook.	Z
	<i>Laretia acaulis</i> (Cav.) Gill. et Hook.	SS
	<i>Pozoa coriacea</i> Lag.	SS
	<i>Sanicula graveolens</i> Poepp. ex DC.	W
Asclepiadaceae	<i>Cynanchum mucronatum</i> (Dene.) Reiche	W
Asteraceae	<i>Calopappus acerosus</i> Meyen	W
	<i>Chaetanthera euphrasioides</i> (DC.) Meigen	W
	<i>Chaetanthera pusilla</i> (D. Don.) Hook. et Arn.	W
	<i>Chuquiraga oppositifolia</i> D. Don	W
	<i>Erigeron andicola</i> DC.	W
	<i>Erigeron leptopetalus</i> Phil.	W
	<i>Haplopappus anthyloides</i> Meyen et Walp.	W
	<i>Haplopappus schumannii</i> (O.K.) Br. et Clark	W
	<i>Hypochoeris tenuifolia</i> (Hook et Arn.) Griseb.	W
	<i>Leucheria congesta</i> D. Don	W
	<i>Mutisia sinuata</i> Cav.	W
	<i>Nardophyllum lanatum</i> (Meyen) Cabrera	W
	<i>Nassauvia aculeata</i> (Less) Poepp. et Endl.	W
	<i>Nassauvia lagascae</i> (D. Don) Meigen	W
	<i>Nassauvia pyramidalis</i> Meyen	W
	<i>Perezia carthamoides</i> (D. Don) Hook. et Arn.	W
	<i>Senecio bustillosianus</i> J. Remy	W
	<i>Senecio eruciformis</i> J. Remy	W
	<i>Senecio francisci</i> Phil.	W
	<i>Senecio looseri</i> Cabrera	W
	<i>Senecio pentaphyllum</i> J. Remy	W
	<i>Taraxacum officinale</i> Weber ex F.H. Wigg.	W
Berberidaceae	<i>Berberis empetrifolia</i> Lam.	Z
Brassicaceae	<i>Menonvillea hookeri</i> Rollins	W
	<i>Thlaspi magellanicum</i> Comm. ex Poir.	SS
Calyceraceae	<i>Nastanthus caespitosus</i> (Phil.) Reiche	W
	<i>Nastanthus spatulatus</i> (Phil.) Miers.	W
Caryophyllaceae	<i>Arenaria rivularis</i> Phil.	W
	<i>Cerastium arvense</i> L.	SS
Chenopodiaceae	<i>Chenopodium</i> sp.	W
Convolvulaceae	<i>Convolvulus arvensis</i> L.	SS
Ephedraceae	<i>Ephedra chilensis</i> K. Presl.	W
Euphorbiaceae	<i>Euphorbia collina</i> Phil.	SS
Fabaceae	<i>Adesmia capitellata</i> (Clos) Hauman	SS
	<i>Adesmia exilis</i> Clos	SS
	<i>Adesmia montana</i> Phil.	SS
	<i>Adesmia mucronata</i> Hook. et Arn.	SS
	<i>Adesmia</i> sp.	SS
	<i>Anarthrophyllum cumingii</i> (Hook. et Arn.) F. Phil.	B
	<i>Anarthrophyllum gayanum</i> (A. Gray) Jacks.	SS
	<i>Astragalus curvicaulis</i> (Clos) Reiche	SS
	<i>Lathyrus subandinus</i> Phil.	SS
	<i>Vicia</i> sp.	SS



Hydrophyllaceae	<i>Phacelia secunda</i> J.F. Gmel.	SS
Iridaceae	<i>Olsynium junceum</i> (E. Mey ex K. Presl.) Goldblatt	SS
	<i>Olsynium philippii</i> (Klatt.) Goldblatt	SS
	<i>Solenomelus segethii</i> (Phil.) Kuntze	SS
Juncaceae	<i>Juncus</i> sp.	SS
	<i>Lucula racemosa</i> Desv.	B
Labiatae	<i>Stachys albicaulis</i> Lindl.	SS
Liliaceae	<i>Nothoscordum andinum</i> (Poepp.) Fuentes	B
	<i>Tristagma bivalve</i> (Lindl.) Traub	SS
	<i>Loasa caespitosa</i> Phil.	SS
Loasaceae	<i>Nototriche compacta</i> (A.Gray) A.W. Hill	SS
Malvaceae	<i>Gayophytum humile</i> A. Juss.	SS
Onagraceae	<i>Oxalis compacta</i> Gillies et Hook	A
	<i>Oxalis squamata</i> Zucc.	A
Plantaginaceae	<i>Plantago barbata</i> G. Forster	SS
	<i>Plantago uniglumis</i> Walp. ex Walp.	SS
	<i>Bromus catharticus</i> Vahl.	W
Poaceae	<i>Bromus setifolius</i> J. Presl.	W
	<i>Festuca magellanica</i> Lam.	W
	<i>Hordeum comosum</i> J. Presl.	W
	<i>Phleum alpinum</i> L.	W
	<i>Poa holciformis</i> J. Presl.	W
	<i>Poa</i> sp.	W
	<i>Ryidosperma virescens</i> (E. Desv.) Nicora	W
	<i>Stipa crysophylla</i> E. Desv.	W
	<i>Stipa pogonathera</i> E. Desv.	W
Polemoniaceae	<i>Collomia biflora</i> (Ruiz et Pavón) Brand	Z
	<i>Microsteris gracilis</i> (Hook) Greene.	Z
Polygalaceae	<i>Polygala gnidioides</i> Willd.	SS
Polygonaceae	<i>Polygonum aviculare</i> L.	W
Portulacaceae	<i>Calandrinia andicola</i> Gillies ex Hook. et Arn.	SS
	<i>Calandrinia caespitosa</i> Gill. ex Arn.	SS
	<i>Calandrinia cistiflora</i> Gill. ex Arn.	SS
	<i>Montiopsis potentilloides</i> (Barneoud) D.I. Ford	SS
	<i>Montiopsis sericea</i> (Hook. et Arn.) D.I. Ford	SS
	<i>Montiopsis umbellata</i> (Phil.) D.I. Ford	SS
	<i>Barneoudia chilensis</i> Gay	W
Ranunculaceae	<i>Barneoudia major</i> Phil.	W
	<i>Discaria nana</i> (Clos) V. et H. ex Weberb	A
Rhamnaceae	<i>Acaena alpina</i> Poepp. ex Walp.	Z
Rosaceae	<i>Acaena pinnatifida</i> Ruiz et Pavón	Z
	<i>Acaena splendens</i> Hook. et Arn.	Z
	<i>Galium eriocarpum</i> Bartl. ex DC.	Z
Rubiaceae	<i>Quinchamalium chilense</i> Mol.	W
Santalaceae	<i>Quinchamalium parviflorum</i> Phil.	W
	<i>Calceolaria biflora</i> Lam.	SS
Scrophulariaceae	<i>Calceolaria purpurea</i> Graham	SS
	<i>Melosperma andicola</i> Benth.	SS
	<i>Viola atropurpurea</i> Leyb.	A
Violaceae	<i>Viola philippii</i> Leyb.	A